

МОРФОМЕТРИЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ МОДЕЛЬНИХ ОСОБИН *POTENTILLA REPTANS* L. У ЛУЧНИХ ТА ПРИБЕРЕЖНИХ ФІТОЦЕНОЗАХ ДОЛИНИ РІЧКИ СУЛИ ЯК ПРОЯВ ЕКОЛОГІЧНОЇ ПЛАСТИЧНОСТІ ТА АДАПТИВНОГО ПОТЕНЦІАЛУ ПОПУЛЯЦІЙ

Бондарєв Максим Андрійович

аспірант

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0009-0002-9461-5964

breeker@ukr.net

Бондарєва Людмила Миколаївна

кандидат біологічних наук, доцент

Сумський національний аграрний університет, м. Суми, Україна

ORCID: 0000-0003-4126-7601

milabond77@gmail.com

В статті наведено результати вивчення морфоструктурних характеристик (габітусу) модельних особин *Potentilla reptans* L. у різних типах трав'янистих лучних та прибережних фітоценозів р. Сули (в межах Сумської області) з метою визначення взаємозв'язку між еколого-ценотичними й антропогенними умовами їх існування та проявом просторових адаптивних стратегій популяцій.

Дослідження проведено в чотирьох популяціях, що відрізнялися типом зволоження території, ярусністю, висотою та видовим складом травостою, проективним покриттям *P. reptans* та ступенем і видом антропогенного впливу. Для оцінки морфоструктури застосовували класичні геоботанічні та популяційні методи, а також морфометричний підхід із використанням метричних та алометричних показників. Як інструмент оцінки просторової експансії особин та реалізації ними *foraging*-стратегії у вегетативно-рухливих біоморфах, запропоновано індекс розподілу біомаси (BDI, %)

Результати свідчать, що морфотип модельних особин *P. reptans* відображає адаптивну диференціацію відповідно до еколого-ценотичних та антропогенних умов. За умов болотистої луки з високим травостоєм і щільною структурою ценозу (Популяція I) рослини формують обмежений горизонтально габітус із помірним BDI, що свідчить про ефект міжвидової конкуренції. За умов типового мезофільного лучного травостою із багатим видовим складом і слабо вираженим антропогенним впливом (Популяція II) спостерігається посилене горизонтальне розростання та максимальне освоєння простору, що відповідає ранній фазі активної просторової експансії. Популяція III (мезофільна лука з чіткою ярусністю, та ознаками помірної антропогенної трансформації) характеризується максимально розвиненим асиміляційним апаратом і високим BDI, демонструючи поєднання інтенсивної асиміляції, горизонтального розростання та репродуктивного зусилля. У рекреаційно трансформованій стрес-адаптованій популяції IV формуються компактні, притиснуті до субстрату морфотипи із низькою надземною фітотомасою та обмеженим BDI, адаптовані до регулярного антропогенного впливу.

Таким чином, морфометричні показники модельних особин *P. reptans* відображають два основні напрями адаптивної диференціації: інтенсифікацію горизонтального розростання та розвиток асиміляційно-генеративних функцій. Залежність реалізації *foraging*-стратегії та розподілу біомаси в просторі фітоценозу від ценотичного фону та антропогенного навантаження підтверджує високу екологічну пластичність виду та ефективність індексу BDI як показника адаптивного потенціалу вегетативно-рухливих біоморф у межах лучних та прибережних екосистем.

Ключові слова: лучні та прибережні екосистеми, *Potentilla reptans* L. морфометричний аналіз, індекс розподілу біомаси (BDI, %), морфоструктура та габітус рослин, фітоценоз, популяція, антропогенний вплив.

DOI <https://doi.org/10.32782/agrobio.2026.1.7>

Вступ. Лучні екосистеми помірної зони Європи належать до найбільш біологічно різноманітних типів рослинності, проте вони швидко трансформуються під впливом господарської діяльності, урбанізації та змін землекористування. У зв'язку з цим особливої актуальності набувають дослідження популяційної структури рослин, які формують трав'яний покрив лучних угруповань (Veen et al., 2019; Zubtsova & Skliar, 2023; Bondarieva, et al., 2024).

Одним із характерних компонентів лучної флори Європи є *Potentilla reptans* L. – багаторічна трав'яниста рослина родини Rosaceae, яка характеризується висо-

кою екологічною пластичністю та вираженою здатністю до клонального росту (Stuefer et al., 2002; Vermeulen et al., 2008). Вид широко представлений на луках, узліссях, на узбіччях доріг та в інших природних та антропогенних біотопах, де часто формує значні за площею куртини завдяки розвитку довгих надземних столонів (Grime et al., 2007; Stace, 2019).

Окремі види роду *Potentilla*, зокрема *P. erecta* мають значну фармакологічну цінність (Augustynowicz et al., 2021). Лікарською рослинною сировиною слугують як надземні так і підземні органи рослин. І хоча *P. reptans*

не є офіційною лікарською рослиною, існують дослідження, що підтверджують антиоксидантні, протизапальні та кардіопротекторні властивості (Enayati et al., 2021). Це дозволяє розглядати досліджуваний вид як перспективний об'єкт для подальших ресурсознавчих досліджень.

Онторморфогенез *P. reptans* відображає всі ознаки вегетативно рухливого виду: особливості пагоноутворення, опис етапів і фаз морфогенезу (Kleyer et al. 2008; Pavlova, 2010). Рослина формує повзучі столони, які можуть досягати довжини понад 1 м і здатні укорінюватися у вузлах, утворюючи нові рамети. Така структура забезпечує швидке горизонтальне поширення рослини та формування розлогих клональних систем (Stuefer et al., 2002; Wang et al., 2013).

В літературних джерелах та на основі власних досліджень слід відмітити, що для видів роду *Potentilla*, зокрема і *P. reptans*, характерна значна морфологічна варіабельність, що пов'язано з адаптацією до різних екологічних умов (Eriksson et al., 2003; Kurtto et al., 2010). Морфологічні параметри рослин: довжина черешків листків, площа листової поверхні, довжина надземних столонів-вус можуть змінюватися залежно від освітлення та щільності рослинного покриву (Vermeulen et al., 2008; Anten & Daring, 2011).

Для *P. reptans* характерне поєднання генеративного та вегетативного розмноження, однак у природних популяціях домінує клональний спосіб відтворення. Нові рамети утворюються у вузлах столонів, що забезпечує формування складної просторової структури клону (Stuefer et al., 2002; Pavlova, 2010).

Дослідження показали, що *P. reptans* характеризується досить значною фенотиповою пластичністю, що відображається на кількості парціальних кущів та їх розмірах. Генотипи, які формують більшу кількість раметів, продукують менші за розмірами пагони, що відповідає класичним життєвим стратегіям розподілу ресурсів у рослин. Така клональна інтеграція між раметами дозволяє перерозподіляти ресурси між різними частинами клону, що підвищує стійкість рослин до просторової неоднорідності середовища (Song et al., 2013; Chen et al., 2015). У зв'язку із цим, морфометричні характеристики широко використовуються для оцінки адаптивних реакцій *P. reptans*. До найбільш інформативних показників належать саме показники вегетативної сфери: довжина столонів, кількість парціальних кущів, площа листової поверхні, фітомаса рослин та довжина черешків (Zhang et al., 2003). Як правило, рослини з відкритих ділянок формують більшу кількість столонів і більшу фітомасу, тоді як у затінених умовах спостерігається видовження черешків листків, що дозволяє рослинам ефективніше конкурувати за світло (Vermeulen et al., 2008).

Вищенаведені факти підтверджують значну екологічну пластичність *P. reptans*, яка є однією з ключових еколого-біологічних особливостей цього виду. Рослини здатні змінювати розподіл біомаси між органами залежно від доступності ресурсів. Зокрема, за умов середнього забезпечення поживними речовинами більша частина біомаси спрямовується на формування столонів, що

сприяє освоєнню нових мікробіотопів (Wang et al., 2013; You et al., 2023). Також встановлено, що щільність раметів і біомаса рослин можуть корелювати з мікрогетерогенністю ґрунтових ресурсів, зокрема з вмістом доступного фосфору (Zhang et al., 2007).

Популяції вегетативно-рухливих біоморф мають складну структуру, що включає генети та рамети різного віку і життєвого стану. Аналіз структури їх популяцій дозволяє оцінити їхню стабільність та здатність до самовідновлення (Zlobin et al., 2013; Skliar et al., 2020; Zubtsova et al., 2021; Bondareva et al., 2022; Zlobin et al., 2022).

Таким чином, успішність досліджуваного виду у природних і антропогенно-трансформованих біотопах зумовлена поєднанням клонального росту, високої морфометричної варіабельності і, як наслідок – значної екологічної пластичності. Вивчення популяційної структури та адаптаційних стратегій виду має важливе значення для розуміння функціонування лучних екосистем і розробки заходів щодо збереження їхнього біорізноманіття.

Матеріали і методи досліджень. Аналіз морфометричної структури популяцій *P. reptans* проводився в різних типах трав'янистих лучних та прибережних фітоценозів, розташованих в заплаві частині долини р. Сули в межах її верхньої та середньої течії (Сумська область).

За літературними даними і власними дослідженнями, в межах заплави р. Сули представлені справжні, болотисті, торф'янисті та, частково, остепнені луки (Kozachkova & Smolyar, 2023; Rak et al., 2022), які часто знаходяться на різних стадіях сукцесійних змін, спричинених як надмірним антропогенним впливом на одних ділянках, так і його повною відсутністю – на інших. Характеристика ценотичного фону досліджуваних популяцій за результатами геоботанічних описів, здійснених за загальноприйнятою методикою, широко представлена в класичній та сучасній літературі (Pott, 2011; Yakubenko et al., 2020; Bürger et al., 2023; Cano-Ortiz et al., 2025; Biurrun et al., 2025), наведена в результатах досліджень.

Було обрано трав'янисті лучні угруповання (I – IV), що відрізнялися типом зволоження, висотою, ярусністю травостою, видовим складом, участю у їх складі *P. reptans*, а також – ступенем та характером антропогенного впливу, що дозволило порівняти морфометричні показники популяцій досліджуваного виду за різних умов та сформувати морфотипи модельних особин кожної популяції як кількісно відмінну форму особин одного виду, що виділялась на підставі морфометричних ознак і відображала міжпопуляційні варіації, пов'язані з екологічними умовами та стратегіями росту.

З метою дослідження особливостей морфоутворення досліджуваного виду за різних еколого-ценотичних та антропогенних умов застосовувався морфометричний метод, ефективність і біоіндикаційна значущість якого підтверджена значною кількістю наукових робіт (Borcă et al., 2024; Gao et al., 2023; Oso & Jayeola, 2021; Spani et al., 2025; Xu & Bassel, 2020).

Під час вивчення особливостей популяцій *P. reptans* нами застосовувалась низка геоботанічних, популяційних та статистичних методів збору та подальшої обробки

первинних даних (Yakubenko et al., 2020; Zlobin, et al., 2021). Для кожної особи з вибірки (популяції) визначалась низка основних статичних метричних морфопараметрів, які встановлювались прямим виміром, а також алометричних, що являють собою відношення оцінок двох окремих органів рослин або оцінок стану органу стосовно рослини в цілому. Площа листків визначалась ваговим методом (Aschonitis et al., 2014; Leite et al., 2019; Haghshenas & Emam, 2022).

Відповідно до літературних джерел (Chen et al., 2015) та власних досліджень, ключовими для клональних рослин є показники, що характеризують просторову та функціональну інтеграцію клону: довжина і кількість стolonів, довжина міжвузлів – як індикатор «foraging» стратегії (Hutchings, & de Kroon, 1994; Wang et al., 2013), а також співвідношення біомаси між коренями, листками і стolонами. За результатами цих та наших власних досліджень підтверджено, що варіації саме цих параметрів визначають здатність виду реагувати на мікрогетерогенність середовища, зокрема шляхом зміни довжини міжвузлів і просторового розміщення раметів.

В нашому дослідженні використовувались наступні метричні морфопараметри: W , г – надземна фітомаса; N_L , шт – кількість листків; W_L , г – фітомаса листових пластинок; L_{St} , см – довжина міжвузлів стolonів; L_p , см – довжина черешків (включаючи довжину кожного черешка); L_F , см – довжина квітконіжок ((включаючи довжину кожної квітконіжки); A , см² – площа листової поверхні. А також статичні алометричні морфопараметри: LWR , г/г – фотосинтетичне зусилля (співвідношення фітомаси листових пластинок до загальної фітомаси); LAR , см²/г – площа листових пластинок на одиницю фітомаси); RE , % – репродуктивне зусилля (співвідношення фітомаси квіток до загальної фітомаси).

Окрім того, для характеристики просторового розподілу фітомаси особин *P. reptans* нами був запропонований алометричний індекс розподілу біомаси – *Biomass Distribution Index* (BDI, %), як відношення загальної фітомаси рослини до сумарної довжини її основних протяжних органів (черешків, стolonів і квітконіжок). Показник відображає щільність розміщення біомаси вздовж морфологічних структур, що забезпечують просторову експансію рослини в угрупованні:

$$BDI = W / (L_{St} + L_p + L_F) \cdot 100\%, \text{ де}$$

BDI, % – індекс розподілу біомаси;

L_{St} , см – довжина міжвузлів стolonів;

L_p , см – довжина черешків;

L_F , см – довжина квітконіжок.

Розмірні характеристики та просторовий розподіл фітомаси рослин є надійними індикаторами відмінності еколого-ценотичних умов різних частин заплави та різних типів угруповань. Найбільш чітко ці розходження виявляються у генеративну фазу життя рослин, тому в нашій роботі вони обчислювались й аналізувались для раметів – зрілих генеративних рослин (g_2), відповідно до класифікації Павлової Н.Р. (Pavlova, 2010).

Результати. Геоботанічні обстеження досліджуваного регіону показали, що частина лучних та прибережних трав'янистих угруповань часто знаходяться на різних стадіях сукцесійних змін, спричинених або надмірним антропогенним впливом, або його повною відсутністю. Нижче наведено характеристика чотирьох обраних трав'янистих угруповань, що відрізнялися за типом зволоження ґрунту; висотою, ярусністю, видовим складом травостою; участю у його складі *P. reptans*, а також – ступенем та характером антропогенного впливу, що дозволило порівняти морфометричні показники популяцій досліджуваного виду за різних умов та сформувати морфотипи модельних особин кожної популяції як кількісно відмінних форм особин одного виду, що формуються на підставі морфометричних ознак і відображають міжпопуляційні варіації, пов'язані з екологічними умовами та адаптивними стратегіями.

Популяція I. Болотиста лука з гігро-мезофільними умовами, розташована у низині заплави, де поверхнева волога зберігається тривалий час після опадів. Травостій високий, до 90 – 100 см, з чітко вираженим другим ярусом до 40 – 45 см. У домінантному ярусі переважають *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L., *Carex acuta* L., *Carex acutiformis* Ehrh., формуючи густу основу травостою. У складі різнотрав'я представлені *Galium palustre* L., *Achillea millefolium* L., *Ranunculus repens* L., *R. acris* L., *Mentha aquatica* L., *Angelica archangelica* L., *Medicago lupulina* L., *Daucus carota* L., *Tussilago farfara* L., *Veronica chamaedrys* L., *Lotus corniculatus* L., тощо, які створюють різнотравний сегмент на злаково-осоковому фоні. Проективне покриття *Potentilla reptans* L., приурочений до нижнього ярусу, становить до 15 %. Відсутність інтенсивних ознак порушення та інвазійних видів підтверджує природний характер угруповання, яке характеризується стабільною структурою та типовим видовим складом для болотистих лук Північно-Східної України.

Популяція II. Справжня лука з мезофільними умовами, розташована на ділянці із слабким антропогенним впливом у вигляді випадкових сінокосів, без ознак інтенсивного порушення. Травостій різнотравно-злаковий, відносно рівномірний, висотою до 50 – 60 см. У верхньому ярусі переважає *Poa angustifolia* L., також поширені типові лучні верхові злаки: *Festuca pratensis* Huds., *Phleum pratense* L., *Dactylis glomerata* L., *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, які формують основний флористичний фон угруповання. У складі різнотрав'я значна участь *Galium verum* L., а також присутні *Artemisia absinthium* L., *Tanacetum vulgare* L., *Achillea millefolium* L., *Convolvulus arvensis* L., *Veronica chamaedrys* L., *Daucus carota* L., *Medicago falcata* L., *Glechoma hederacea* L., *Plantago lanceolata* L., *Artemisia vulgaris* L. Поодинокі фіксується *Erigeron annuus* (L.) Pers.. У нижньому ярусі рівномірно, але з невеликим проєктивним покриттям (3 – 4 %), представлений *P. reptans*. Поодинокі зустрічаються інвазійні види, зокрема *Solidago canadensis* L., а також молоді дерева, що вказує на початкові стадії самозаліснення. Загалом угруповання характеризується як типовий мезофільний лучний травостій із багатим видовим складом і слабо вираженим антропогенним впливом.

Популяція III. Справжня лука з мезофільними умовами, розташована на дещо підвищеній частині заплави вздовж ґрунтової дороги, на межі з більш зволоженою болотистою ділянкою, і зазнає помірного антропогенного впливу у вигляді спонтанного скошування та витоптування. Травостій середньорослий, до 40 – 45 см. У верхньому ярусі представлені верхові злаки *Festuca pratensis* Huds., *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., у середньому ярусі переважає *Potentilla anserina* L. з проєктивним покриттям до 40 %, а у нижньому – *Potentilla reptans* L. з проєктивним покриттям близько 15 %, що створює чітку горизонтальну диференціацію травостою. Серед різнотрав'я відмічені *Centaurea jacea* L., *Arctium lappa* L., *Achillea millefolium* L., *Ranunculus repens* L., *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Taraxacum officinale* F.H.Wigg., а також *Equisetum arvense* L. і *Carex hirta* L., що свідчить про середньо-вологі умови та фрагментарне перезволоження. *Угруповання характеризується як мезофільна лука з чіткою ярусністю, та ознаками помірної антропогенної трансформації.*

Популяція IV. Справжня лука з мезофільними умовами зволоження, розташована в рекреаційній зоні, що обумовлює суттєве витоптування та нерегулярне скошування. Загальне проєктивне покриття становить близько 80 %, при цьому спостерігаються ділянки з розрідженим травостоєм і невеликі фрагменти оголеного ґрунту. Травостій низькорослий, до 20 – 30 см, нечітко розділений на яруси. Місцями домінує *P. reptans* із проєктивним покриттям до 60 – 70 %, тоді як на більшості площі домінування переходить до *Potentilla anserina* L. У верхньому та середньому умовних ярусах представлені стійкі до витоптування злаки: *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, *Poa annua* L., *Agrostis stolonifera* L., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, а також *Carex hirta* L., що формують розріджений мозаїчний травостій. У складі різнотрав'я також значна учать *Plantago major* L., *Ranunculus repens* L., *Polygonum aviculare* L., *Lysimachia nummularia* L., *Taraxacum officinale* F.H.Wigg. і *Trifolium repens* L. Поодинокі зустрічаються *Rumex crispus* L. та інвазійний вид *Ambrosia artemisiifolia* L. (до 1 %), що відображає антропогенне навантаження. *Угруповання характеризується*

як трансформована мезофільна лука з переважанням стійких до рекреаційного впливу видів та вираженими ознаками деградації рослинного покриву.

Біоморфологічні особливості *P. reptans* (наявність повзучих пагонів, здатність до вегетативного розростання та закріплення у вузлах) зумовлюють реалізацію так званої *foraging* (пошуку і захоплення ресурсів) стратегії, що відображається в середніх значеннях основних метричних та алометричних морфопараметрів, властивих для особин різних популяцій (табл. 1).

Популяція I. Болотиста лука зі стабільною структурою та високою ценотичною насиченістю, характерна для гігро-мезофільних умов із щільним багатоярусним травостоєм. Модельна особина *P. reptans* за цих умов характеризується середнім значенням надземної фітомаси ($W = 2,178$ г) при відносно добре розвиненому асиміляційному апараті, що проявляється у підвищених значеннях фотосинтетичного зусилля ($LWR = 0,384$ г/г) та питомої листової поверхні ($LAR = 14,939$ см²/г). Кількість листків середня ($N_L = 4,6$), площа листової поверхні не досягає максимальних значень ($A = 32,122$ см²), проте є функціонально ефективною. Водночас клональне розростання обмежене ($L_{St} = 23,367$ см), що свідчить про стриману горизонтальну експансію середовища (рис. 1. А). Ймовірно, такий морфотип формується під впливом інтенсивної міжвидової конкуренції та затінення, де ресурси спрямовуються на підтримання асиміляційної функції, а не на просторове розселення. Відповідно, популяція реалізує обмежений варіант просторової стратегії, що узгоджується з помірними значеннями BDI.

Популяція II. Типовий мезофільний лучний травостій із багатим видовим складом і слабо вираженим антропогенним впливом. Модельна особина характеризується дещо більшою, ніж на попередній ділянці надземною фітомасою ($W = 3,021$ г) та розвитком фотосинтезуючого апарату ($N_L = 4,4$; $A = 36,602$ см²). Найбільш вираженою ознакою є максимальна серед всіх популяцій довжина стolonів ($L_{St} = 31,328$ см), що свідчить про інтенсивне горизонтальне розростання. Формується морфотип із домінуванням клонального

Таблиця 1

Значення метричних та алометричних морфопараметрів *Potentilla reptans* досліджуваних популяцій

Морфопараметр	Популяція I	Популяція II	Популяція III	Популяція IV
W_L , г	2,178 ± 0,244	3,021 ± 0,31	3,201 ± 0,391	1,195 ± 0,347
N_L , шт	4,619 ± 0,623	4,429 ± 0,85	11,25 ± 0,78	3,8 ± 0,792
W_F , г	0,826 ± 0,095	0,941 ± 0,082	1,11 ± 0,121	0,324 ± 0,098
N_F , шт	2,056 ± 0,212	1,5 ± 0,203	2,167 ± 0,345	1,4 ± 0,2
L_{pr} , см	12,965 ± 0,569	10,315 ± 0,34	9,196 ± 0,339	6,734 ± 0,314
L_{St} , см	23,367 ± 1,747	31,328 ± 2,228	26,583 ± 2,199	15,055 ± 1,684
L_F , см	6,773 ± 0,299	5,452 ± 0,401	7,663 ± 0,586	4,966 ± 0,408
W_F , шт	0,066 ± 0,012	0,056 ± 0,009	0,143 ± 0,026	0,027 ± 0,011
A , см ²	32,122 ± 3,681	36,602 ± 3,179	43,156 ± 4,689	12,597 ± 3,821
LWR , г/г	0,384 ± 0,017	0,334 ± 0,028	0,352 ± 0,018	0,282 ± 0,017
LAR , см ² /г	14,939 ± 0,644	12,971 ± 1,1	13,701 ± 0,689	10,977 ± 0,677
RE , %	0,035 ± 0,008	0,019 ± 0,002	0,046 ± 0,006	0,027 ± 0,009
BDI, %	5,155 ± 0,571	6,344 ± 0,587	7,734 ± 0,342	4,149 ± 0,906

розселення, який демонструє, що ресурси спрямовані на освоєння простору (рис. 1. Б). Це відповідає початковим етапам освоєння простору (*exploration phase*), коли особини формують довгі столони, але ще не досягають максимального поширення в просторі. Підвищення BDI у цій популяції пов'язане саме з активізацією просторової експансії, а не з максимальною біомасою.

Популяція III. Мезофільна лука з чіткою ярусністю, та ознаками помірної антропогенної трансформації. Модельна особина характеризується максимальним рівнем розвитку морфоструктур: найвищі середні значення надземної фітомаси ($W = 3,201$), кількості листків ($N_L = 11,25$ шт) та площі листової поверхні ($A = 43,156$ см²). Довжина столонів досить велика ($L_{st} = 26,583$), хоча і дещо поступається популяції II. Алометричні показники ($LWR = 0,352$ г/г; $LAR = 13,701$ см²/г) свідчать про збалансований розподіл біомаси, а найвище репродуктивне зусилля ($RE = 0,046$ %) – про вклад в генеративне розмноження (рис. 1. В). Такий морфотип відображає узгоджене поєднання інтенсивної асиміляції, ефективного клонального розростання та репродукції, що забезпечує як освоєння, так і використання ресурсів простору. Це відповідає основному етапу реалізації просторової експансії в боротьбі за ресурси (*foraging-strategy*), що повністю узгоджується з найвищими значеннями BDI.

Популяція IV. Антропогенно трансформована мезофільна лука з вираженими ознаками деградації рослинного покриву, мозаїчним травостоєм і домінуванням стійких до витоптування видів. Модельна особина має мінімальну фітотому ($W = 1,195$ г), показники фотосинтезуючого апарату ($N_L = 3,8$; $A = 12,597$ см²; $LWR = 0,282$ г/г; $LAR = 10,977$ см²/г) та найнижчі значення довжини столонів ($L_{st} = 15,055$ см). Генеративна активність також низька. За цих умов формується компактний, притиснутий до субстрату морфотип, адаптований до регулярного механічного впливу. Відбувається редукція як клонального розростання, так і асиміляційної активності, що відповідає стрес-толерантному типу організації (рис. 1. Г). Незважаючи на високе проєктивне покриття виду, низькі значення BDI відображають обмежену здатність до ефективного перерозподілу біомаси в просторі угруповання та можливості до просторової експансії. Мозаїчність розташування особин в межах популяційного поля також є цьому підтвердженням.

Таким чином, морфометрична структура популяцій *P. reptans* відображає різні напрями адаптивної диференціації: у популяції II переважає стратегія просторового розселення за рахунок подовження столонів, у популяції III – поєднання інтенсивного розвитку асиміляційного апарату з достатнім рівнем клонального росту, тоді як популяції I та IV характеризуються обмеженням морфогенезу під впливом відповідно ценотичної конкуренції та антропогенного навантаження. Виявлені закономірності узгоджуються з особливостями функціонування вегетативно-рухливих видів та відображають варіабельність стратегій використання ресурсів у межах різних типів лучних фітоценозів.

Отримані результати свідчать, що інтенсивність цієї стратегії також суттєво варіює залежно від просторової архітектури угруповання (рис 2).

У високотравному, щільному ценозі гігро-мезофільної болотистої луки (Популяція I) при значній висоті травостою (90 – 100 см) і середньому проєктивному покритті досліджуваного виду (15%), значення BDI залишається помірним, що вказує на обмеження горизонтального і вертикального розростання за умов значної ценотичної просторової конкуренції. Натомість у мезофільному угрупованні зі слабким антропогенним впливом (Популяція II) за меншої висоти травостою (50-60 см) та мінімального покриття виду (до 4%) спостерігається підвищення BDI, що може свідчити про початкову стадію активного просторового освоєння без формування щільних куртин.

Найбільш виражена реалізація *foraging*-стратегії (що було підтверджено і результатами порівняння морфопараметрів) зафіксована у Популяції III, де поєднуються помірне зниження конкуренції (висота травостою 40 – 45 см), достатнє зволоження та періодичний антропогенний вплив. За цих умов *P. reptans* демонструє максимальне значення BDI (7,73 %) при середньому рівні проєктивного покриття (15%), що свідчить про інтенсивний перерозподіл біомаси у бік вегетативного розростання і формування експансивного морфотипу. На противагу цьому, у сильно порушеному рекреаційному угрупованні (Популяція IV) при мінімальній висоті травостою (до 20 – 30 см) і максимальному покритті виду (60 – 70 %) спостерігається найнижче значення BDI (4,15 %). Це вказує на зміну адаптивної стратегії – від експансивної до стрес-толерантної, з формуванням компактних, притиснутих до ґрунту форм, адаптованих до витоптування та тенденцією до мозаїчного розташування в фітоценозі.

Таким чином, простежується залежність між умовами середовища та характером реалізації екологічної пластичності за рахунок прояву морфоструктурних адаптивних стратегій *P. reptans*: максимальні значення BDI приурочені до умов помірного антропогенного впливу та зниженої ценотичної конкуренції, тоді як за інтенсивного порушення, попри зростання проєктивного покриття, відбувається зниження індексу і перехід до стрес-толерантного типу організації. Це підтверджує, що індекс BDI є інформативним показником для оцінки просторової стратегії популяцій вегетативно-рухливих біоморф.

Обговорення. Отримані результати підтверджують, що досліджуваний вид виявляє пластичність морфоструктур як адаптацію до гетерогенності розподілу ресурсів у середовищі і конкуренції. Аналіз сучасних публікацій свідчить, що така особливість є загальною рисою вегетативно-рухливих видів і реалізується за рахунок: довжини столонів, розподілу фітомаси між раметами, розвитком асиміляційного апарату (Duchoslavová, 2024). Ця концепція узгоджується з нашими спостереженнями: у Популяціях II – III за зниженої чи помірної конкуренції і наявності вільного простору зростають показники горизонтальної експансії та площі листової поверхні, тоді як за умов більш

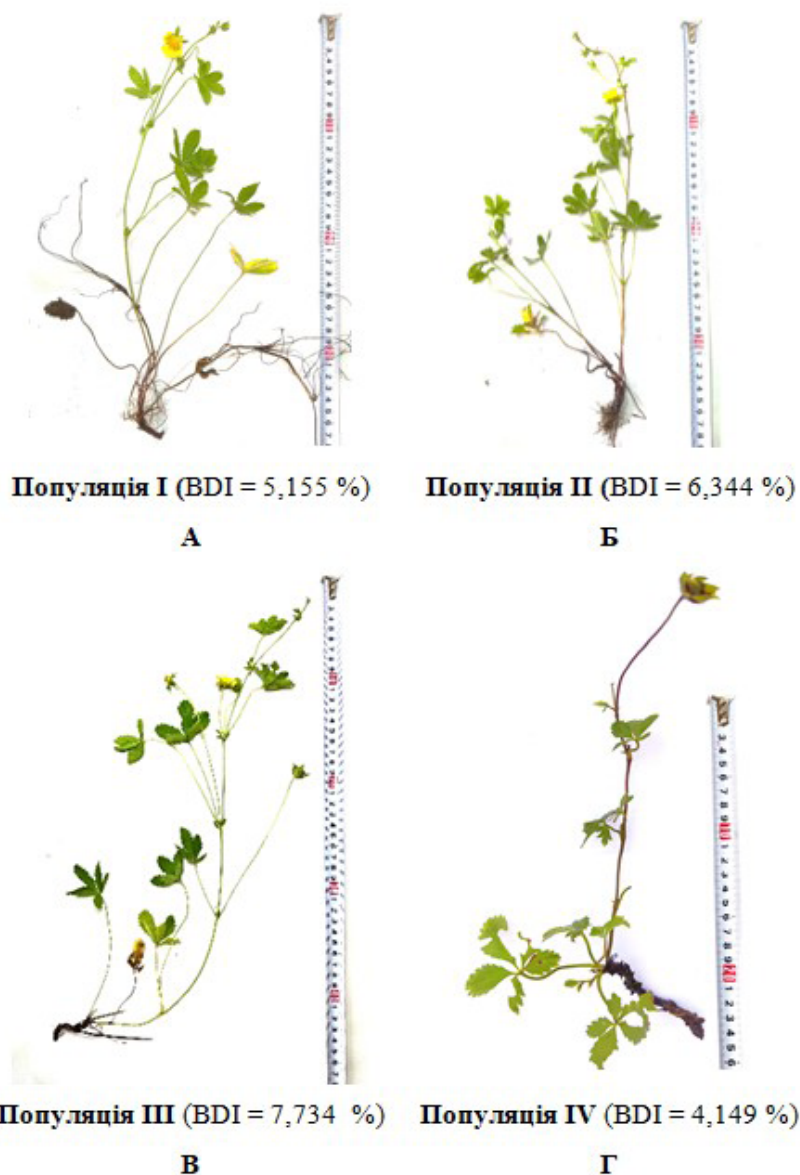


Рис. 1. Морфотипи модельних особин популяцій *P. reptans* за різних еколого-ценотичних та антропогенних умов.

Фото Бондарєва М.А.

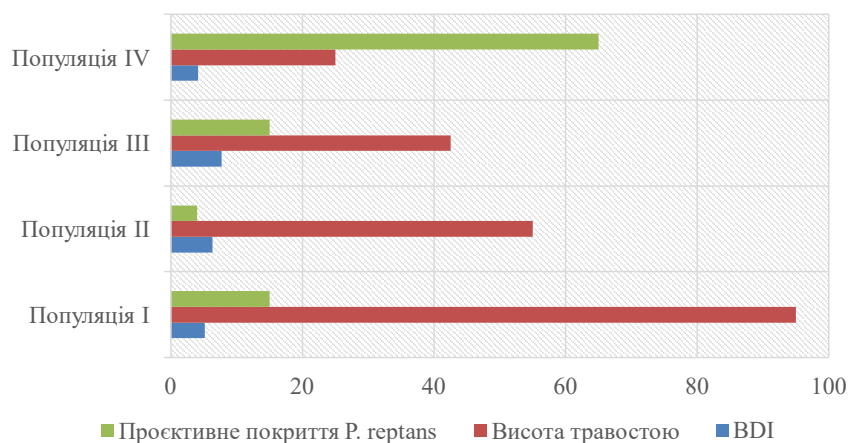


Рис. 2. Взаємозв'язок індексу розподілу біомаси (BDI, %) *P. reptans* та структурних характеристик травостою

щільних угруповань (Популяція I) така реакція менш виражена. Суттєва відмінність за значеннями морфопараметрів (у бік зменшення) спостерігалась лише на ділянці із активним антропогенним впливом (Популяція IV). Також нами було відмічено, що з'єднання між вегетативними модулями значно підсилює загальний ріст та освоєння простору (You et al., 2023), тому особини в цій популяції мали мозаїчне розміщення.

Запропонований нами індекс BDI, який характеризує відносний розподіл надземної фітомаси вздовж системи протяжних морфологічних структур рослини, узгоджується із думкою інших авторів про те, що саме поєднання параметрів: раметна структура – столонна архітектура – розподіл біомаси, є найбільш об'єктивним для оцінки екологічної пластичності та адаптивного потенціалу (Cornelissen et al., 2003; Song et al., 2013; Wang et al., 2013; Chen et al., 2015; Cao, 2024).

Таким чином, літературні дані щодо морфологічної пластичності клональних біоморф, підсилюють висновок, що здатність *P. reptans* регулювати модульний роз-

виток як реакція на структурну неоднорідність середовища (Zhang et al., 2022) є ключовою для розуміння його стратегій просторового розселення й інтеграції ресурсів, що відображаються у морфометричній структурі його популяцій.

Висновки. Таким чином, морфометричні показники (габітус) модельних особин популяцій *Potentilla reptans* L. визначається поєднанням екоценотичних умов та біоморфологічних особливостей виду. Виявлено два основні напрями адаптивної диференціації: посилення горизонтального розростання (популяція II) та інтенсифікація асиміляційної і, частково, генеративної функції (популяція III), тоді як популяція IV (за умов антропогенного стресу) характеризується загальним пригніченням морфогенезу, хоча зберігає свою участь у травостої за рахунок перерозподілу ресурсів між раметами, формуючи мозаїчні популяції. Це узгоджується з концепціями пластичності вегетативно-рухливих рослин і підтверджує їхню здатність до варіативного прояву просторових стратегій залежно від умов середовища.

Бібліографічні посилання:

1. Anten, N. P. R., & During, H. J. (2011). Is analysing the nitrogen use at the plant canopy level useful? *Annals of Botany*. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr043>
2. Aschonitis, V. G., Papamichail, D. M., Lithourgidis, A., & Fano, E. A. (2014). Estimation of leaf area index and foliage area index using an indirect gravimetric method. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 45(13), 1726–1740. <https://doi.org/10.1080/00103624.2014.907917>
3. Augustynowicz, D., Latté, K. P., & Tomczyk, M. (2021). Recent phytochemical and pharmacological advances in the genus *Potentilla* L. sensu lato – An update covering the period from 2009 to 2020. *Journal of Ethnopharmacology*, 266, 113412. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2020.113412>
4. Biurrun, I., Dengler, J., & Willner, W. (2025). Vegetation Classification and Survey: five years and looking ahead. *Vegetation Classification and Survey*, 6, 1–11. <https://doi.org/10.3897/VCS.148065>
5. Bondareva, L. M., Skliar, V. G., & Zubtsova, I. V. (2022). Population structure of meadow plant species under anthropogenic pressure. *Biosystems Diversity*. <https://doi.org/10.15421/012203>
6. Bondarieva, L., Skliar, V., Bondariev, M., Roshchupkin, A., Butenko, S., Antal, T., Toryanik, V. & Mikulina, M. & Kytaihora, A., & Prokofiev, D. (2024). Ecological Monitoring of Medicinal Plants Populations under Different Ecological-Cenotic and Anthropogenic Environmental Conditions. *Ecological Engineering & Environmental Technology (EEET)*, 25(8). <http://dx.doi.org/10.12912/27197050/190038>
7. Borcă, M., Borcă, A., Ciobica, A., Hritcu, L., & Bild, V. (2024). Image processing analysis of plant morphometry with examples from Sedum species. *Methods and Protocols*, 7(4), 56. <https://doi.org/10.3390/mps7040056>
8. Bürger J., & Kůzmič, F. (2023) Vegetation survey methodology in arable weeds is reported with less detail from vegetation science than weed science. *Vegetation Classification and Survey* 4: 209-218. <https://doi.org/10.3897/VCS.105300>
9. Cano-Ortiz, E., Quinto Canas, R., Cano Carmona, A., & Musarella, C. M. (2025). Introductory Chapter: Methodological Aspects for the Study of Vegetation. In *Vegetation Studies Methodologies* (IntechOpen). <https://doi.org/10.5772/intechopen.100434>
10. Cao, P.-P. (2024). Clonal plasticity and trait stability facilitate knotweed invasion in Europe. *Journal of Plant Ecology*, 17(6), rtac067. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtac067>
11. Chen, B. J. W., Vermeulen, P. J., During, H. J., & Anten, N. P. R. (2015). Testing for disconnection and distance effects on physiological self-recognition within clonal fragments of *Potentilla reptans*. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00215>
12. Cornelissen, J.H.C., Lavorel S., Garnier, E., Díaz S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Steege HT., Morgan, H.D., Heijden, M.G.A., Pausas, J.G., Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised plant functional traits measurements worldwide. *Australian Journal of Botany*. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
13. Duchoslavová, J. (2024). Strategies of resource sharing in clonal plants: a conceptual model and an example of contrasting strategies in two closely related species. *Annals of Botany*, 134(5), 887–900. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae128>
14. Enayati, A., Salehi, A., Alilou, M., Stuppner, H., Polshakan, M., Rajaei, M., Pourabouk, M., Jabbari, A., Mazaheri, Z., Yassa, N., Mohemani, H.R. & Khori V. (2021). *Potentilla reptans* L. postconditioning protects reperfusion injury via the RISK/SAFE pathways in an isolated rat heart. *BMC Complement Med Ther* 21, 288, <https://doi.org/10.1186/s12906-021-03456-2>
15. Gao, J., Huang, W., Gielis, J., & Shi, P. (2023). Plant morphology and function: Geometric morphometrics and modelling. *Plants*, 12(21), 3724. <https://doi.org/10.3390/plants12213724>

16. Grime, J. P., Hodgson, J. G., & Hunt, R. (2007). Comparative plant ecology: A functional approach to common British species (2nd ed.). Castlepoint Press., 624 p.
17. Haghsheenas, A., & Emam, Y. (2022). Accelerating leaf area measurement using a volumetric approach. *Plant Methods*, 18, 61. <https://doi.org/10.1186/s13007-022-00896-w>
18. Hutchings, M. J., & de Kroon, H. (1994). Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159–238. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60215-9)
19. Kleyer, M., Bekker, R.M., Knevel, I.C., Bakker, J.P., Thompson, K., Sonnenschein, M., Poschlod, P., Van Groenendaal, J.M., Klimeš, L., Klimešová, J., Klotz, S., Rusch, G.M., Hermy, M., Adriaens, D., Boedeltje, G., Bossuyt, B., Danneemann, A., Endels, P., Götzenberger, L., Hodgson, J.G., Jackel, A.-K., Kühn, I., Kunzmann, D., Ozinga, W.A., Römermann, C., Stadler, M., Schlegelmilch, J., Steendam, H.J., Tackenberg, O., Wilmann, B., Cornelissen, J.H.C., Eriksson, O., Garnier, E. and Peco, B. (2008), The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96: 1266–1274. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01430.x>
20. Klimešová, J., Martinková, J., & Ottaviani, G. (2018). Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective. *Functional Ecology*, 32(9), 2115–2126. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13145>
21. Kozachkova O, & Smolyar N (2023): Flora of vascular plants of the Lower Sula National Nature Park. v1.1. Ukrainian Nature Conservation Group (NGO). Dataset/Occurrence. <https://ukraine.ipt.gbif.no/resource?r=lowersulaflora1&v=1.1>
22. Leite, M. L. M. V., Lucena, L. R. R., Cruz, M. G., Sá Júnior, E. H., & Simões, V. J. L. P. (2019). Leaf area estimate of *Pennisetum glaucum* by linear dimensions. *Acta Scientiarum. Animal Sciences*, 41, e42808. <https://doi.org/10.4025/actascianims.v41i1.42808>
23. Oso, O. A., Jayeola, A. A. (2021). Digital morphometrics: Application of MorphoLeaf in plant studies. *Applications in Plant Sciences*, 9(10), e11448. <https://doi.org/10.1002/aps3.11448>
24. Pavlova, N. R. (2010). Vehoťatyvna rukhlyvist v ontomorfogenezi *Potentilla reptans* L. (Rosaceae). [Vegetative mobility in the ontomorphogenesis of *Potentilla reptans* L. (Rosaceae)]. *Chornomorski Botanical Journal*, 5(4), 502–516 (in Ukrainian) <https://cbj.kspu.edu/index.php/cbj/article/view/597>
25. Pott, R. (2011). Phytosociology: A modern geobotanical method. *Plant Biosystems*, 145(Suppl. 1), 9–18. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.602740>
26. Rak, O., Derevska, K., & Myryzhuk, Y. (2022). Florystychni riznomanittia ta naukovyi monitorynh landshaftiv ponyzzia Suly (pryhranychni dilianky NPP «Nyzhnosulskyi»). [Floristic diversity and scientific monitoring of landscapes lower Sula river (border areas of Nyzhnosulskyi National Nature Park)]. *Naukovi zapysky NaUKMA. Bioloĥiia i ekoloĥiia*, 5, 55–63 (in Ukrainian). <https://doi.org/10.18523/2617-4529.2022.5.55-63>
27. Skliar, V. G., Zlobin, Y. A., & Bondareva, L. M. (2020). Population vitality analysis of meadow plant species. *Ukrainian Journal of Ecology*. https://doi.org/10.15421/2020_92
28. Song, Y. B., Yu, F. H., Keser, L. H., Dawson, W., Fischer, M., Dong, M., & van Kleunen, M. (2013). United we stand, divided we fall: A meta-analysis of clonal integration. *Functional Ecology*, 27, 531–540. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02027.x>
29. Spani, F., Locato, V., & De Gara, L. (2025). Geometric morphometrics as an analytical tool in plant biology. *Plants*, 14(5), 808. <https://doi.org/10.3390/plants14050808>
30. Stace, C. A. (2019). New flora of the British Isles (4th ed.). C&M Floristics. 1266 p.
31. Stuefer, J. F., Van Hulzen, J. B., & During, H. J. (2002). A genotypic trade-off between the number and size of clonal offspring in *Potentilla reptans*. *Journal of Evolutionary Biology*, 15, 880–884. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00435.x>
32. Vermeulen, P.J., Anten, N.P.R., Schieving, F., Werger, M.J.A. and During, H.J. (2008), Height convergence in response to neighbour growth: genotypic differences in the stoloniferous plant *Potentilla reptans*. *New Phytologist*, 177: 688–697. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02301.x>
33. Wang, Z., van Kleunen, M., During, H. J., & Werger, M. J. A. (2013). Root foraging increases performance of the clonal plant *Potentilla reptans* in heterogeneous nutrient environments. *PLoS ONE*, 8(3), e58602. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058602>
34. Xu, H., Bassel, G. W. (2020). Linking genes to shape in plants using morphometrics. *Annual Review of Genetics*, 54, 417–437. <https://doi.org/10.1146/annurev-genet-022620-094553>
35. Yakubenko, B. I., Popovych, S. I., Ustymenko, P. M., Dubyna, D. V., & Churilov, A. M. (2020). Heobotanika: Metodychni aspekty doslidzhen [Geobotany: Methodological aspects of research]. Lira, Dnipro 316 s. (in Ukrainian)
36. You, W., Li, N., Zhang, J., Song, A., & Du, D. (2023). The plant invader *Alternanthera philoxeroides* benefits from clonal integration more than its native co-genus in response to patch contrast. *Plants*, 12(12), 2371. <https://doi.org/10.3390/plants12122371>
37. Zhang, S., Chen, Y., Yu, F., Xing, X., Li, L., & Dong, M. (2003). Clonal growth and clonal morphology of *Potentilla reptans* var. *sericophylla*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 27(4), 567–571. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2003.0082>
38. Zhang, S., Yu, F., & Dong, M. (2007). Nutrient availability and biomass allocation in *Potentilla reptans*. *Chinese Journal of Plant Ecology*. <https://doi.org/10.17521/cjpe.2007.0084>
39. Zhang, X. M., He, L. X., Xiao, X., Lei, J. P., Tang, M., Lei, N. F., Yu, F. H., & Chen, J. S. (2022). Clonal integration benefits an invader in heterogeneous environments with reciprocal patchiness of resources, but not its native congener. *Frontiers in plant science*, 13, 1080674. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1080674>
40. Zlobin, Y. A., Skliar, V. G., & Klimenko, A. A. (2013). Populations of rare plant species: theoretical principles and methods of study. <https://doi.org/10.15421/031414>
41. Zlobin, Yu. A., Skliar, V. H. & Klymenko, H. O. (2022). Bioloĥiia ta ekoloĥiia fitopopuliatsii. [Biology and ecology of plant populations]. Monohrafiia. Sumy, Universytetska knyha, 512 p. (in Ukrainian).

42. Zlobin, Yu., Kovalenko, I., Klymenko, H., Kyrylchuk, K., Bondarieva, L., Tykhonova, O. & Zubtsova, I. (2021). Vitality Analysis Algorithm in the Study of Plant Individuals and Populations. The Open Agriculture Journal, 15, 119–129. <http://dx.doi.org/10.2174/1874331502115010119>
43. Zubtsova, I. V., Bondareva, L. M., & Skliar, V. G. (2021). Population dynamics of meadow plant species in transformed ecosystems. Ukrainian Journal of Ecology. https://doi.org/10.15421/2021_247
44. Zubtsova, I., & Skliar, V. (2023). Population analysis of medicinal plants of the floodplain of the Seim river (Sumy region, Ukraine). International International Multidisciplinary Scientific GeoConference: SGEM. 23(3.2). P. 187-194. DOI 10.5593/sgem2023V/3.2/s12.24

Bondariev M. A., PhD student, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

Bondarieva L. M., PhD (Biological Sciences), Associates Professor, Sumy National Agrarian University, Sumy, Ukraine

Morphometric characteristics of model individuals *Potentilla reptans* L. in meadow and riparian phytocoenoses of the Sula River valley as a manifestation of ecological plasticity and adaptive potential of populations

The study presents the morphostructural characteristics (habit) of model individuals of *Potentilla reptans* L. across diverse herbaceous meadow and riparian phytocoenoses in the floodplain of the Sula River (Sumy region, Ukraine), aimed at evaluating the relationship between ecologico-cenotic and anthropogenic conditions and the expression of spatial adaptive strategies in populations. Research was conducted in four populations differing in soil moisture, canopy height and stratification, species composition, projected cover of *P. reptans*, and the intensity and type of anthropogenic disturbance. Morphostructure was assessed using classical geobotanical and population-level methods, complemented by morphometric analysis of metric and allometric traits. To quantify spatial expansion and the expression of foraging strategies in clonal, vegetatively mobile biotopes, a Biomass Distribution Index (BDI, %) was applied.

Results demonstrate that the morphotype of model individuals of *P. reptans* reflects adaptive differentiation in response to ecologico-cenotic and anthropogenic pressures. In marshy meadows with tall, dense vegetation (Population I), plants display a constrained horizontal habit and moderate BDI, indicative of interspecific competition. In typical mesophilous meadows with high species richness and minimal anthropogenic impact (Population II), pronounced horizontal clonal expansion and maximal space occupation were observed, corresponding to an early phase of active spatial exploration. Population III, a mesophilous meadow with distinct vertical stratification and moderate anthropogenic transformation, exhibited the most developed assimilatory apparatus and elevated BDI, combining intensive assimilation, horizontal expansion, and reproductive effort. In recreationally transformed, stress-adapted Population IV, compact, substrate-addressed morphotypes with low aboveground biomass and limited BDI were formed, reflecting adaptation to persistent anthropogenic disturbance.

Overall, morphometric indicators of model individuals of *P. reptans* reveal two main directions of adaptive differentiation: intensification of horizontal clonal spread and enhancement of assimilatory–reproductive functions. The observed patterns of foraging strategy expression and biomass distribution within phytocoenoses relative to cenotic background and anthropogenic load confirm the species high ecological plasticity and support the application of BDI as a robust metric for assessing adaptive potential in vegetatively mobile biotopes within meadow and riparian ecosystems.

Key words: Keywords: meadow and riparian ecosystems, *Potentilla reptans* L., morphometric analysis, Biomass Distribution Index (BDI, %), morphostructure and habit of plants, phytocenosis, population, anthropogenic impact.

Дата першого надходження статті до видання: 26.02.2026

Дата прийняття статті до друку після рецензування: 31.03.2026

Дата публікації (оприлюднення) статті: 26.05.2026